



Enero 2012 No.5

CONFLICTOS EN ECOLOGÍA: DEL FRATRICIDIO AL SEXO

Para entender el conflicto familiar humano ... ¡estudiar bobos! Pág. 4
Amor vegetal o ¿cómo deciden las plantas con quién aparearse? Pág. 9
Los genitales en insectos (y otros artrópodos): instrumentos de pasión y tortura. Pág. 12
Sexo peligroso. Pág. 17
Prueba superada: un marco conceptual para la conservación y bioseguridad en los centros de origen y domesticación mexicanos. Pág. 23

Editorial

Finis coronat opus (El fin corona la obra)

César Domínguez

Es un gusto para mi escribir el editorial del número de *Oikos=* que corona las celebraciones del XV aniversario del Instituto de Ecología. La frase latina que da nombre a este editorial -*finis coronat opus*- tiene varios significados, entre ellos hay dos que merecen destacarse en esta ocasión. El primero indica que hay que persistir en lo que se empieza hasta acabarlo, mientras que una segunda interpretación es que nada ha de darse por definitivo hasta su conclusión. Si bien hemos finalizado todos los actos que festejaron los tres lustros de nuestro instituto y deberíamos estar satisfechos por los logros alcanzados, es la segunda acepción de esta frase la que capta mi atención e invita a la reflexión. ¿Cuándo podremos decir que hemos cumplido con nuestras tareas de manera definitiva, cuándo diremos *finis coronat opus*? Me temo que si somos conscientes de la magnitud y objetivos de nuestra labor, difícilmente podremos expresar esta frase algún día. Esto no debe ser motivo de frustración, ya que como ocurre en la biología, el ambiente de los organismos cambia constantemente y genera el proceso continuo de adaptación. De la misma manera las tareas de investigación, difusión y vinculación ofrecen retos que cambian día con día y nos obligan a redoblar esfuerzos y a replantear nuestras metas continuamente. Este fue el tema principal que se discutió en la reunión académica del Instituto de Ecología y que marcó el fin de las actividades que conmemoraron nuestro XV aniversario. Está más allá del propósito de este editorial hacer una reseña de las conclusiones de esta importante reunión. Basta con decir que se alcanzaron acuerdos muy relevantes en términos de investigación, vinculación y docencia. Es decir, XV años después de su fundación, el Instituto de Ecología refrenda su compromiso con la excelencia académica, la difusión del conocimiento y la formación de los científicos que tanto necesita el país. Asimismo, otro de los acuerdos de la reunión fue hacer un esfuer-

FOTO DE PORTADA: Familia de pájaros bobos en la Isla Isabel, Nayarit. Foto. H. Drummond.

Oikos= es una publicación periódica del Instituto de Ecología de la UNAM. Su contenido puede reproducirse, siempre y cuando se cite la fuente y el autor. Instituto de Ecología, UNAM Circuito Exterior S/N, anexo Jardín Botánico, C.U., Del. Coyoacán, C.P. 04510 México, D.F. Tel.: 56-22-89-96. *Web*: www.ecologia.unam.mx. Cualquier comentario, opinión y correspondencia, favor de dirigirla a las siguientes direcciones: difusion@ecologia.unam.mx; Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, México, D.F. O a los faxes: (52 55) 56-16-19-76 y 56-22-89-95. Con atención a: Programa de Difusión del Instituto de Ecología, UNAM.













zo adicional para establecer mecanismos institucionales que nos permitan tener un estrecho vínculo con los problemas ambientales que aquejan a nuestro país. Metas ambiciosas todas ellas que requerirán de un esfuerzo continuo y de una planeación cuidadosa. *Finis coronat opus* también se usa para indicar que el fin de algo, un proyecto académico en el caso que nos ocupa, está en relación con su principio. Está de más decir que nuestro Instituto se fundó con bases sólidas que le han permitido transitar con éxito a lo largo de tres lustros, y espero que en un futuro cercano podamos repetir esta frase con una frecuencia que sea igual a la de las metas que ahora nos hemos propuesto.

Una vez dicho esto me gustaría hacer una breve reseña de los artículos que componen este número de *Oikos=*. La mayoría de las contribuciones de esta entrega están directamente relacionadas con uno de los temas que más ha llamado la atención de biólogos y naturalistas, la evolución de los conflictos de interés. Para ilustrar este concepto me gustaría usar como ejemplo la interacción que ocurre entre los machos y las hembras de muchas especies de vertebrados. Es muy probable que una persona no entrenada que observe el apareamiento entre un macho y una hembra pensaría que ambos *cooperan* entre sí porque la producción exitosa de progenie produce beneficios mutuos. A pesar de que esta concepción es en lo general cierta, un análisis cuidadoso mostraría que la inversión de recursos que hacen los machos y las hembras en la reproducción es muy diferente y que esta discrepancia genera un conflicto de interés. No es arriesgado decir que prácticamente ninguna interacción biótica está libre de conflictos de interés.

Existen numerosos ejemplos que ilustran el efecto de los conflictos de interés en la evolución de los organismos y en sus adaptaciones. Los artículos que se incluyen en este número de *Oikos=* son una buena muestra, ya que van desde las intrincadas reglas que rigen las relaciones familiares, la fascinante biología del polen, la variabilidad de los genitales masculinos de los artrópodos o al peligroso cortejo sexual de las arañas. Por último, y claramente no exento de conflictos, el artículo final de este número aborda la problemática de los centros mexicanos de origen y domesticación de las plantas de interés agronómico. Este tema es de gran importancia porque ilustra la complejidad asociada con el uso de los recursos naturales del país y la necesidad de contar con información científica para evaluar los riesgos de introducir nuevas tecnologías.

Dr. César Domínguez es Investigador Titular del Laboratorio de Interacción Planta Animal del Departamento de Ecología Evolutiva. Sus investigaciones se enfocan en biología evolutiva, en particular en la evolución de la sexualidad de las plantas y las interacciones bióticas. Actualmente es director del Instituto de Ecología.

Para entender el conflicto familiar humano ... ¡estudiar bobos!

Hugh Drummond

Las familias tienden a presentar en público una imagen de sí mismas que se acerca a un ideal. Por ejemplo, bajo la observación de los amigos, los esposos son leales, fieles y compartidos, apoyan de manera igual a todos los hijos y son incapaces de agredirlos o dañarlos (aunque pueden castigarlos para su propio bien). Los hijos, por supuesto, respetan y obedecen a sus padres, y entre ellos no hay competitividad, envidia o agresión (o si ocurre, no es algo muy frecuente).

Sólo que, como bien sabemos, estas son máscaras. En realidad los padres, madres, hijos y hermanos luchan constantemente contra inaceptables y a veces casi irresistibles impulsos, y es común que manifiesten conductas que se alejan de lo ideal. ¿Por qué? Puede imaginarse un mundo más armonioso, y la armonía en tal mundo conduciría a mayor eficiencia y felicidad. Si los señores y señoras no sintieran siquiera la tentación de la infidelidad sexual, y si sus hijos estuvieran contentos de compartir todo y no tuvieran deseo alguno de obtener más que sus hermanos, no habría egoísmo, engaño, traición, conflicto o agresión y todos saldrían beneficiados. ¡Eso sería un diseño inteligente de *Homo sapiens*!

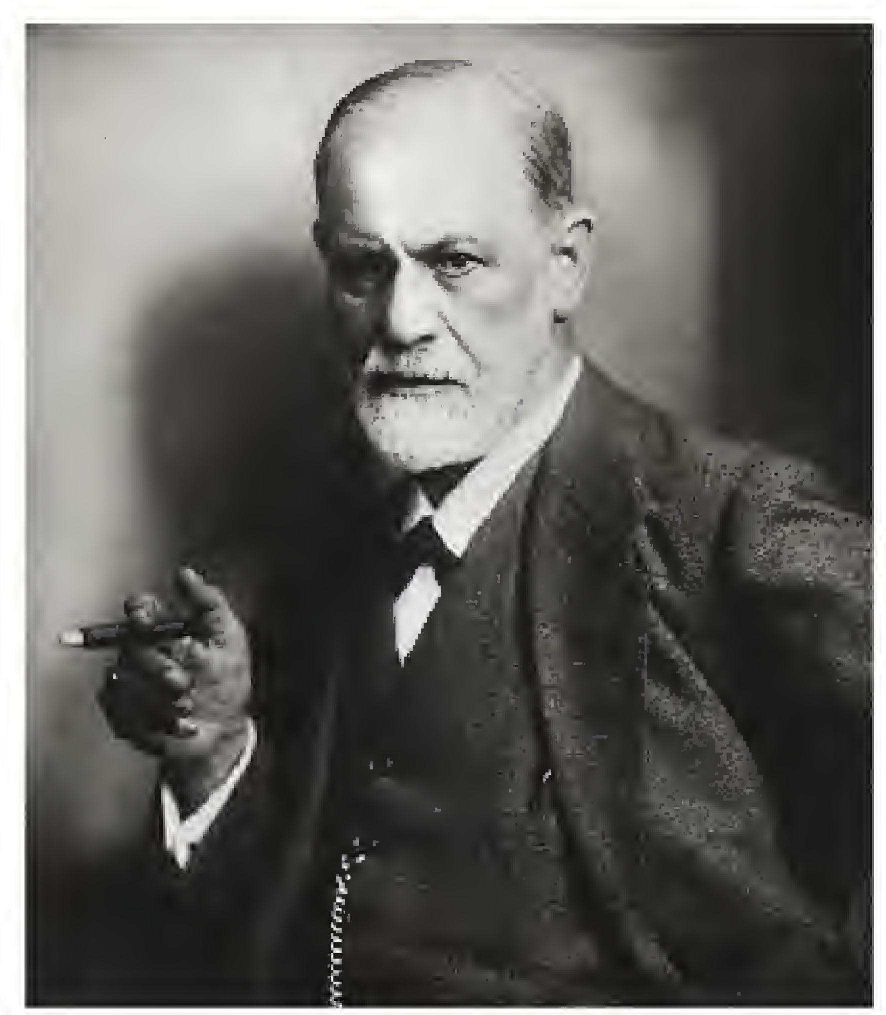
¿Porqué no es así?

La pregunta es profunda y la respuesta está en la Biología Evolutiva, específicamente en la Ecología Conductual. Las ciencias sociales suelen ofrecer explicaciones del comportamiento conflictivo y antisocial en términos de aprendizaje, procesos de socialización y cultura. Según muchos psicólogos, sociólogos y antropólogos, los seres humanos tienen una extraordinaria capacidad para aprender. El aprendizaje, principalmente en contextos sociales, es lo que moldea y canaliza el desarrollo y la expresión de las emociones y el comportamiento social. De acuerdo a esta perspectiva, el origen del egoísmo, la promiscuidad, la heterosexualidad o la homosexualidad, el infanticidio, la violación y la mutilación genital deberían buscarse en la experiencia social. Sin embargo, esta visión ignora o minimiza la importancia fundamental de la biología en el desarrollo del comportamiento social y es incapaz de explicar el origen o los motivos más importantes del comportamiento social humano, como por ejemplo el deseo sexual, el amor romántico, los celos sexuales, el amor filial y la búsqueda de dominancia y estatus social. ¿De dónde vienen estas poderosas emociones y esos motivos? Una explicación más completa y contundente (y me-



La lucha competitiva entre bobos hermanos empieza unos días después de la eclosión. Foto: H. Drummond

nos atada a la ideología y las preferencias filosóficas) reconoce que los seres humanos manifiestan tantos instintos (palabra fuera de moda) como otras especies de animales, y que la expresión de dichos instintos suele ser influenciada por diversos procesos de aprendizaje y cognición. Los seres humanos son claramente seres pensantes, sociales, culturales y *fundamentalmente animales*. Esta dualidad de *dos influencias fundamentales* (la social y la biológica) nos es difícil de asimilar y ofrece retos enormes a quienes pretenden analizar el desarrollo del comportamiento social en el individuo.



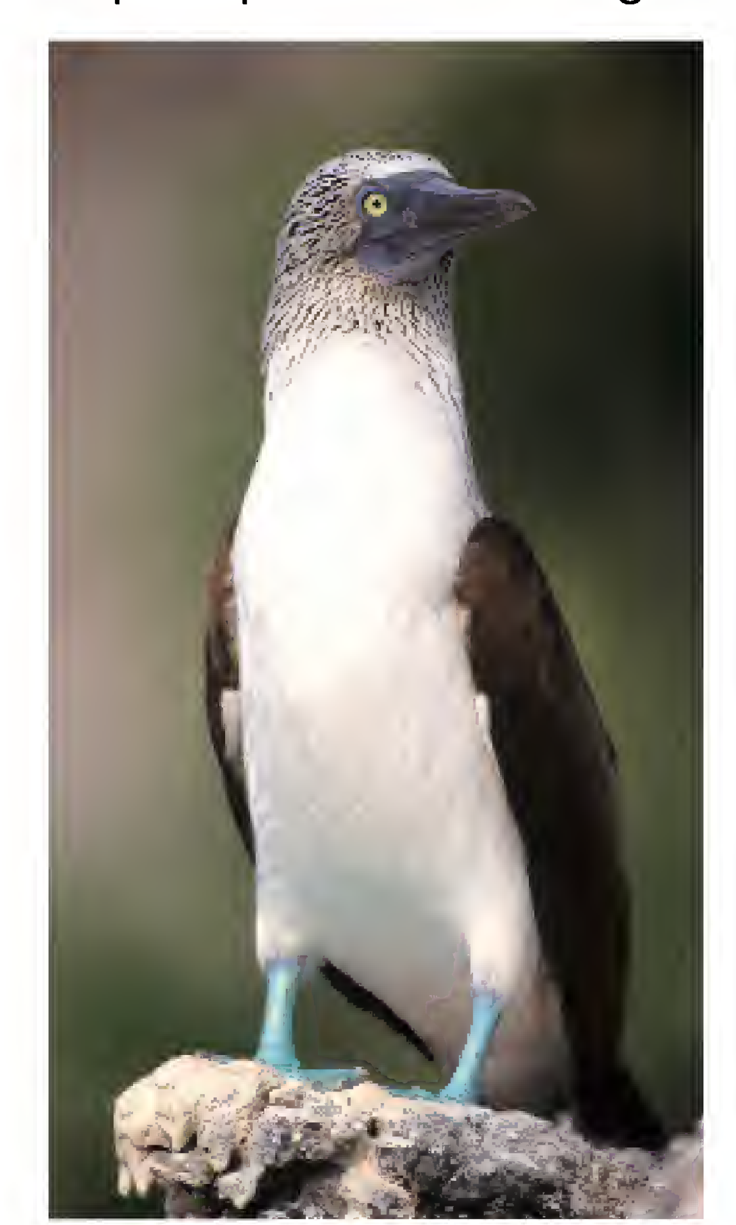
Freud reconoció la existencia de motivos/ emociones profundos en los humanos pero no supo buscarlos en la teoría evolutiva.
Foto: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Sigmund_Freud_LIFE.jpg.

Esta conciencia de nuestra dimensión animal provoca una gran fascinación por conocer la vida de otras especies animales, pues este conocimiento puede arrojar luz sobre nuestra conducta. En el fondo muchos científicos estudian a los animales para construir teorías generales y así entender mejor a los seres humanos. En algunas disciplinas, como la Psicología Comparativa, esto se reconoce explícitamente. La notoria atracción de los etólogos por el comportamiento social y especialmente el comportamiento sexual en aves, peces y mamíferos nace de la obsesión humana con las relaciones sociales y el sexo. Y posiblemente la inversión de recursos en proyectos de investigación sobre Ecología Conductual y Psicología Evolutiva se justifica más que nada porque dichas disciplinas, apoyando a las ciencias sociales, prometen alcanzar mayor entendimiento de los seres humanos y ofrecen posibilidades para lidiar con problemas sociales como la violencia contra las mujeres, el descuido y maltrato de los hijos, la explotación de menores y la desigualdad económica.

Podría pensarse que para entendernos es conveniente olvidarse de las abejas y los primates e ir directamente sobre los seres humanos: estudiar niños malcriados, maridos abusivos, sacerdotes pederastas y cazadores-recolectores. Sin embargo, las ciencias sociales generalmente no tienen un enfoque biológico (o lo rechazan explícitamente), por lo que carecen del complemento de una perspectiva evolutiva, la cual puede aportar un mejor entendimiento sobre los rasgos esenciales de los seres humanos. Además, la experiencia ha enseñado a los biólogos que para construir teorías generales de gran alcance y poder explicativo, el estudio empírico necesita abarcar una gran diversidad taxonómica y ecológica. Las disciplinas de Psicología Evolutiva, Ecología Conductual Humana, Sociobiología Humana y Evolución Genética-Cultural se derivaron principalmente de la Ecología Conductual, la cual se construyó sobre el estudio biológico de una gran diversidad de especies de vertebrados e

invertebrados. Para abarcar problemas sociales y económicos efectivamente es apropiado enfocar la investigación sobre los seres humanos ¡pero además puede ser sumamente útil incorporar una perspectiva evolutiva estudiando el conflicto sexual de la libélula, el infanticidio del león africano y el altruismo del murciélago vampiro!

Nuestra investigación del conflicto y fratricidio entre hermanos en el pájaro bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) y en otras aves, es un ejemplo del valor teórico del estudio de otras especies, aunque también nos muestra el peligro de hacer comparaciones simplistas. Los bobos ayudan a entender el comportamiento de los seres humanos, pero sólo a la luz de la teoría y sólo si entendemos también las diferencias entre los bobos y el hombre. Las dos crías del bobo patiazul compiten por el alimento agrediéndose mutuamente y solicitando vigorosamente a los dos padres. Una cría sale de su huevo cuatro días antes de la otra y sus ventajas de tamaño y madurez le permiten imponerse desde el principio y establecer su dominancia. Con tres semanas de picotazos, mordidas y amenazas diarias, esta cría se convierte en lo que los psicobiólogos llaman "ganador entrenado". Al mismo tiempo, su hermano se convierte progresivamente en "perdedor entrenado" y así cada hermano aprende a tener una personalidad opuesta que es difícil de revertir.



El macho resguarda su pareja pero intenta copular con otras hembras y destruye huevos que podrían no ser suyos.
Foto: H. Drummond.

Pero esto no necesariamente siempre es así, ya que en otras especies de aves con crías agresivas se ha observado una gran variedad de relaciones de dominancia. Estas van desde la dominancia rotativa del ibis copeteado, en la cual los papeles de dominante y subordinado se turnan entre los contendientes en cada evento de alimentación, hasta la agresión desatada del bobo café, que no presenta aprendizaje de papeles distintos. Al parecer, la severidad del conflicto entre hermanos depende finalmente de la ecología. En las especies donde es menos probable que el alimento alcance para la nidada completa, las crías más pequeñas tienden a luchar anticipadamente contra la dominación, y sus hermanos, en respuesta anticipada también, las reprimen ferozmente.

Las consecuencias de la relación social asimétrica del pájaro bobo patiazul son importantes. En comparación con la cría dominante, la cría subordinada recibe menos alimento, crece más despacio y tiene más probabilidad de morir antes de emplumarse y volverse independiente. Sin embargo, el grado de egoísmo de la cría dominante depende de las cir-

cunstancias. En una proporción elevada de nidos empluman las dos crías, porque la cría dominante sólo eleva su agresión a un nivel fratricida cuando los padres no traen suficiente alimento para que crezcan bien las dos. Cuando hay suficiente alimento, la cría dominante lo comparte con su hermano, permitiéndole crecer (aunque a velocidad inferior), y eventualmente emparejarse con su hermano.

Es sorprendente (sobre todo para quienes se formaron con una visión freudiana del desarrollo humano), que a pesar de haber crecido sufriendo inanición, subordinación violenta y niveles elevados de corticosterona (la hormona del estrés), las crías subordinadas resultan ser tan competentes y eficaces como sus hermanos en la vida adulta: no difieren de ellos en su tamaño, peso, sistema inmunológico o capacidad agresiva, ni en su éxito reproductivo o sobrevivencia anual hasta al menos los 16 ó 20 años de edad.

¿Cuáles son las lecciones para nosotros? ¿Que en los seres humanos tanto la competencia y la dominancia agresiva entre hermanos son conductas naturales y por lo tanto justificables? ¿Y que además ambas son probablemente beneficiosas? ¿Podemos concluir que la intensidad de la agresión entre hermanos humanos depende de la ingesta y el crecimiento reciente del agresor? ¿O que la agresión temprana no afecta el desarrollo a largo plazo? ¡Nada de eso! Primero, porque no hay lecciones morales para los seres humanos en el comportamiento de otros animales. Aceptar todo lo natural como moralmente aceptable nos llevaría a justificar el uso de la violencia contra rivales sexuales, el consumo de animales vivos y toda clase de comportamientos salvajes que hemos aprendido a rechazar. Segundo, porque los seres humanos no son pájaros bobos, y deberíamos resistir la tentación de resaltar paralelismos simplistas y dejarnos guiar por la teoría general sobre la competencia entre hermanos. Dicho cuerpo de teoría se ha armado con base en teoría deductiva y estudios de la ecología y la conducta de especies diversas, incluyendo al bobo de patas azules, y nos sirve de base tanto para predecir tendencias biológicas en el comportamiento humano como para intentar modificarlo.

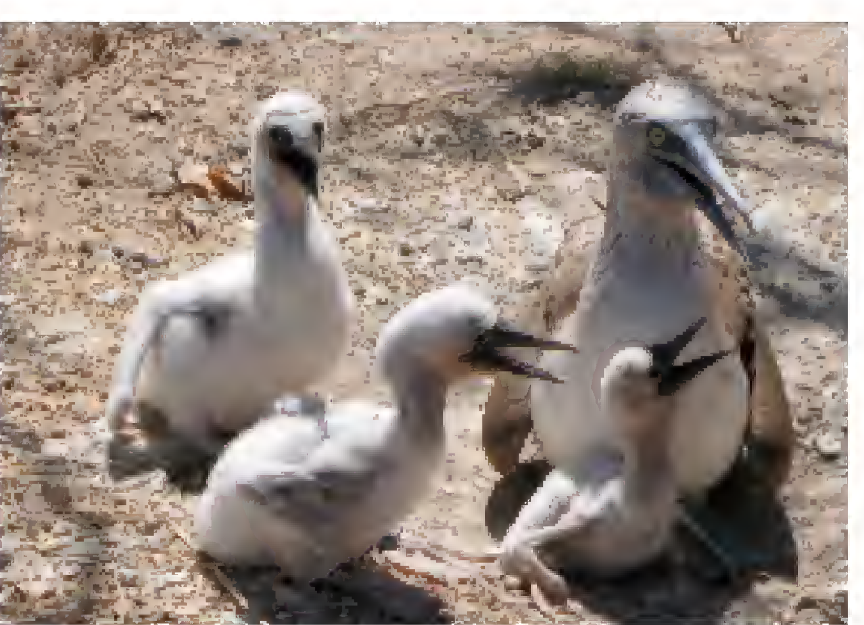
La manera de modificar las emociones y conductas indeseables de los seres humanos puede depender del entendimiento de su origen. Por ejemplo, el niño que percibe como natural el impulso de agredir a su hermano y que lo entiende como un impulso *controlable*, producto de procesos evolutivos que moldean las tendencias conductuales, tendrá un actitud diferente al niño que



El cortejo es asunto serio: macho y hembra evalúan la calidad del pretendiente a través de sus características físicas y conductuales. Foto: P. Cervantes.



Cada par de crías hermanas presenta cooperación y conflicto.
Foto: H. Drummond



En cada nidada de tres se forma una jerarquía de dominancia por procesos de aprendizaje canalizado por agresividad instintual.
Foto: H. Drummond

considera que su impulso agresivo es raro, patológico o vergonzoso, y digno sólo de negarse o esconderse. Al fomentar tanto el entendimiento del origen de los impulsos lesivos como el reconocimiento de su estatus ético, entrenamos a las personas para resolver sus problemas. Es de esperarse que una mayor autoestima y sentido de control le brindará al niño más posibilidades de modificar y controlar sus impulsos competitivos y agresivos.

La dominancia-subordinación y el fratricidio condicional de los bobos de patas azules no son los ejemplos a seguir. Más bien, los bobos contribuyen a nuestra creciente y cada vez más elaborada comprensión teórica de la génesis de la competencia y la agresión entre hermanos. Nuestro entendimiento actual se construyó sobre las bases del modelaje teórico de Bill Hamilton y Bob Trivers, quienes analizaron las condiciones en las que los parientes podrían cooperar o competir y se elaboró explorando una multitud de contextos ecológicos y taxonómicos en los cuales los animales afectan los intereses de sus hermanos. Dos componentes importantes de este proceso son la descripción cuantitativa de las relaciones entre hermanos en diversas especies y la elaboración y puesta a prueba de modelos teóricos. Otros son la exploración de los mecanismos conductuales relacionados con la expresión de las conductas cooperativas y competitivas, así como la investigación del desarrollo del comportamiento.

En la actualidad, la teoría e información descriptiva nos dan elementos para afirmar que la competencia entre hermanos es natural en especies con reproducción sexual y cuidado parental, y dicha teoría permite predecir los contextos sociales y ecológicos en los que podría ocurrir la competencia entre hermanos y las posturas esperadas en los padres. De la misma manera, la Ecología Conductual nos da bases sólidas para entender y lidiar con diversos problemas sociales que surgen de otros instintos de *Homo sapiens*.

Dr. Hugh Drummond es un ecólogo conductual. Es Investigador Titular del Labratorio de Conducta Animal del Departamento de Ecología Evolutiva. Estudia conflicto familiar en animales silvestres usando métodos descriptivos y experimentales.

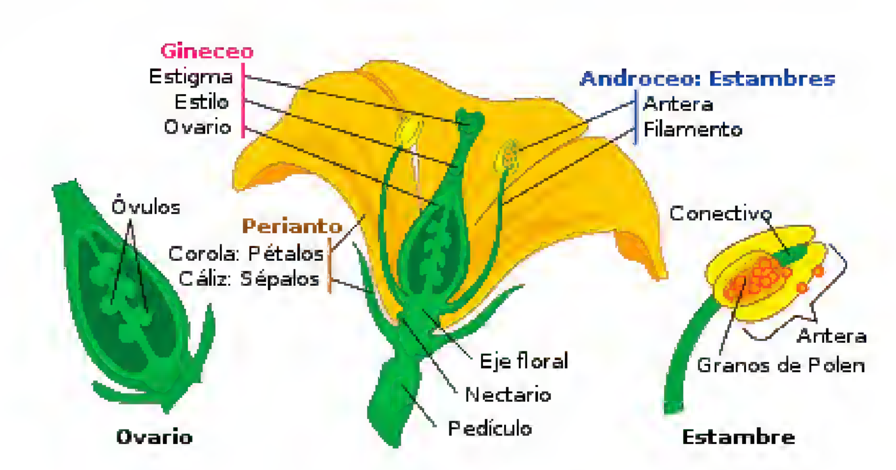
Amor vegetal o ¿cómo deciden las plantas con quién aparearse?

Fernanda Baena Díaz

Para la mayor parte de los organismos la tarea de encontrar una pareja y reproducirse no es trivial, porque de esta elección depende en gran parte su éxito para dejar descendencia. Es por eso que la reproducción de los organismos, incluyendo las plantas, ha sido un tema apasionante para biólogos y naturalistas desde hace varios siglos. Una de las teorías importantes que ha ayudado a entender estos procesos de reproducción la propuso Darwin en 1871 y se conoce como *la teoría de la selección sexual*. Esta teoría explica la presencia de ornamentos u otras características llamativas en los animales porque son importantes para la obtención de una pareja, el ejemplo más familiar es el de la cola de los pavorreales. Darwin describió dos tipos de selección sexual: el primero es la competencia entre individuos de un mismo sexo, generalmente machos, por obtener una pareja. Un ejemplo de competencia entre machos son las peleas de los leones marinos por el control del harén, donde los que sean de mayor tamaño y con colmillos más grandes tendrán más posibilidades de ganar. El segundo tipo es la elección de una pareja del sexo opuesto, generalmente por una hembra. En muchas aves los machos presentan coloraciones muy llamativas o gran variedad de cantos que son muy atractivos para las hembras.

Cuando hablamos de selección sexual en animales nos resulta fácil imaginar a dos machos peleando por una hembra o a una hembra eligiendo al macho más atractivo pero, ¿cómo seleccionan las plantas? Cuando Darwin propuso su teoría descartó a las plantas por "no tener sentidos desarrollados para detectar la habilidad para competir o la belleza de otro individuo" y desde entonces habían quedado fuera del estudio de la selección sexual. Sin embargo, en los años 70 algunos investigadores comenzaron a pensar que no había razón para descartar a las plantas de este tipo de estudios y se preguntaron sobre los mecanismos que utilizan las plantas para competir y elegir a sus parejas potenciales.

Las flores son los órganos sexuales por antonomasia de las plantas. Ahí se producen los gametos masculinos (células espermáticas) que son almacenados en los granos de polen, así como los gametos femeninos (óvulos), que se encuentran en el ovario. Durante la polinización los granos de polen son transportados y depositados en los estigmas de las flores. Una vez en el estigma los granos de polen deben avanzar a través



Anatomia de una flor. Se aprecian todos los órganos sexuales involucrados durante la polinización. Imagen tomada de: http://es.wikipedia.org/wiki/Archivo:Mature_flower_diagram-es.svg

de una estructura alargada llamada estilo que conecta el estigma con el ovario. Para poder moverse a través del estilo, los granos de polen producen una estructura conocida como tubo polínico, que transporta a los gametos masculinos. Debido a que las plantas generalmente producen muchos más granos de polen que óvulos, es muy probable que polen de distintos individuos llegue a un mismo estigma, generando competencia entre ellos para llegar a los óvulos. Aquellos granos de polen que produzcan un tubo polínico más rápido y de mayor tamaño serán los que ganen y logren fecundar a los óvulos. Como los granos de polen representan la parte masculina de las plantas, se dice que la competencia entre granos de polen es equivalente a la competencia entre machos en animales. La parte femenina de las plantas también puede elegir. Se ha sugerido que la longitud de los estilos actúa como una barrera para que sólo los mejores tubos polínicos (más rápidos y de mayor tamaño) sean los que fecunden los óvulos. ¡Se podría decir que las especies de plantas con estilos más largos son más exigentes! Se ha observado, por ejemplo, que



Granos de polen de *Papaver somniferum* germinando en el estigma. Se alcanzan a distinguir los tubos polínicos entrando en el estilo. Foto: *sciencephotos.com*.



Granos de polen de Árnica (*Arnica montana*) germinando en el estigma (amarillo). Se alcanzan a distinguir los tubos polínicos entrando en el estilo. Foto: *sciencephotos.com*.

en varias especies de Asteraceae (la familia de las margaritas y los girasoles) las flores con estilos más largos también tienen granos de polen de mayor tamaño, lo que sugiere que la competencia es más fuerte en flores con estilos largos. Esta idea surge al comparar lo que ocurre en las plantas que no tienen flores, donde los granos de polen crecen a velocidades muy lentas, hasta de un año, mientras que en las plantas con flores y un estilo bien desarrollado, la velocidad de crecimiento es muy rápida, de minutos u horas. Esto sugiere que la presencia del estilo impone una presión sobre los tubos polínicos para crecer más rápido. Esto es como poner una pista de carreras entre el lugar donde llegan los granos de polen y los óvulos.

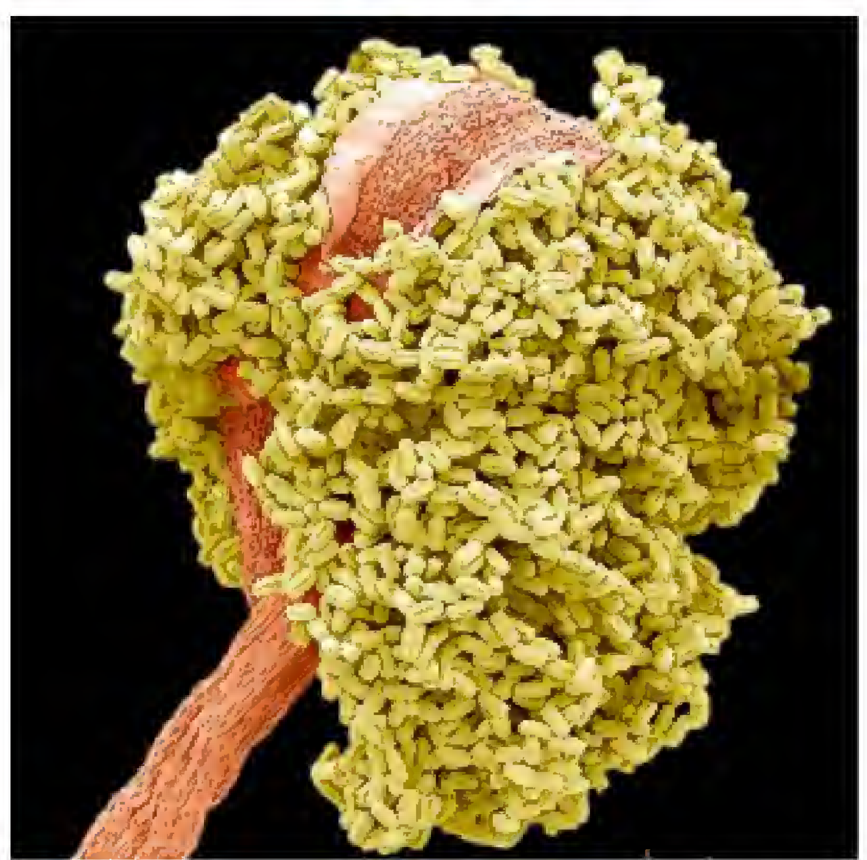
Otro tipo de mecanismo que utilizan las plantas para elegir con quién se cruzan es el llamado *sistema de incompatibilidad*. Este sistema actúa por medio de reacciones químicas en el estigma y el estilo que reconocen a un grano de polen como "*compatible*", permitiéndole germinar y desarrollar su tubo polínico, o reconociendo a un grano de polen como "*incompatible*", impidién-



dole el paso hacia los óvulos. Qué tan "compatible" resulta un grano de polen depende de su información genética.

Por otro lado, la competencia polínica también se ha comparado con la "competencia espermática" que se observa en algunos animales. La *competencia espermática* ocurre cuando una hembra ha copulado con más de un macho y el esperma de todos tiene el potencial de fecundar óvulos. Debido a que en animales también hay más espermatozoides que óvulos, sólo aquellos que viajen más rápido y sobrevivan al ambiente extremoso de la vagina serán los ganadores. La competencia espermática y la polínica son comparables porque, tanto los espermatozoides como los granos de polen, se encuentran sujetos a las condiciones del tracto femenino (vagina en animales y estilo en plantas) y una vez que llegan ahí no pueden cambiar de sitio. Ambos tienen que trasladarse hasta los óvulos y son fundamentales la velocidad a la cual se mueven y su habilidad para sobrepasar las barreras que las hembras les imponen: longitud del canal vaginal vs. longitud del estilo; acidez de la vagina vs. el ambiente del estilo incluyendo a los sistemas de incompatibilidad.

Encontrar a la mejor pareja en las plantas no parece ser un proceso sencillo ni muy evidente, sin embargo, a pesar de que no tienen "sentidos" como los conocemos en los animales, la selección sexual es evidente y son capaces de competir y discriminar entre parejas potenciales. Esto les ha dado características que aunque no son tan llamativas a simple vista, como los colmillos de un lobo marino, son bastante elaboradas y resultan importantes para la reproducción. Ejemplos de estas estructuras son los



Cientos de granos de polen saliendo de la antera en el Laurel (*Laurus nobilis*). Foto: *sciencephotos.com*.



Granos de polen saliendo de la antera en una especie de Geranio (*Geranium sp.*). Foto: *sciencephotos.com*.

estilos, los tubos polínicos y los sistemas de incompatibilidad que posiblemente evolucionaron como resultado de la selección sexual. Aquellas plantas que sean capaces de producir granos de polen más competitivos serán las que logren tener más y mejores hijos; y aquellas plantas que sean más selectivas, con estilos más largos y mejores sistemas de incompatibilidad, tendrán hijos de mejor calidad.

Fernanda Baena es alumna de doctorado del Posgrado en Ciencias Biológicas del Laboratorio de Interacción planta-animal del Instituto de Ecología. Estudia la evolución de la habilidad competitiva del polen en la hierba *Oxalis alpina*.



Los genitales en insectos (y otros artrópodos): instrumentos de pasión y tortura

Alex Córdoba-Aguilar

Los genitales son muy probablemente las estructuras más diversas en forma y función en el reino animal. En particular, los genitales de los machos presentan todas las formas imaginables, desde estructuras rectas hasta recurvadas, desde planas hasta ensanchadas, desde lisas hasta llenas de protuberancias y espinas, desde desinfladas en apariencia hasta grotescamente hinchadas, y desde llenas de vellosidades hasta siniestramente afiladas (Figuras 1 y 2). Las funciones detrás de estos diseños es igualmente amplia. A continuación describiré algunos ejemplos muy notables para después hablar de las posibles fuerzas evolutivas detrás de tal diversidad.

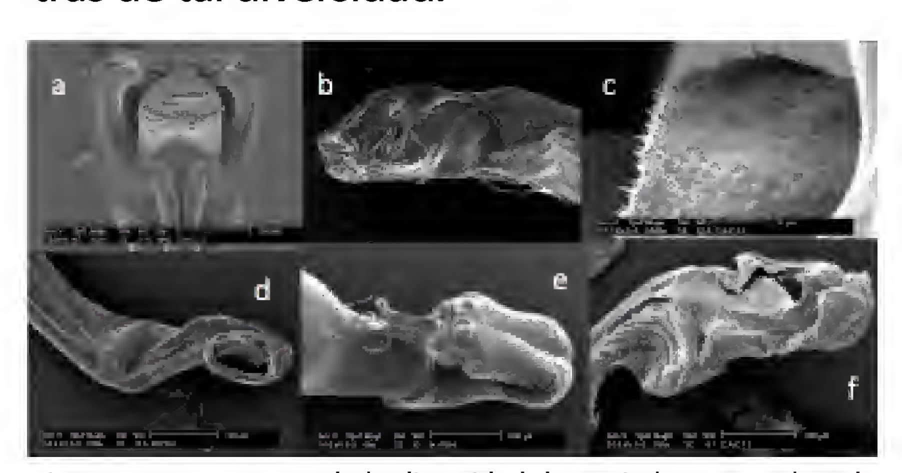


Figura 1. Una muestra de la diversidad de genitales en machos de libélulas. Edeagos de: a) *Lestes barbarus*; b) *Coenagrion mercuriale*; c) *Calopteryx haemorrhoidalis*; d) *Ischnura hastata*; e) *Macromia splendens*; y f) *Coenagrion scitulum*. Fotos cortesía de A. Cordero Rivera.

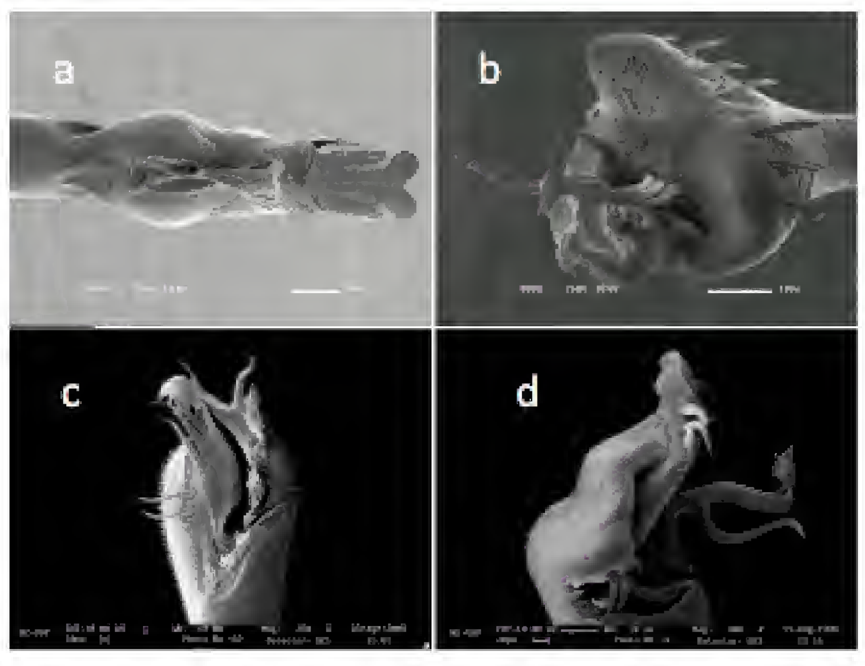


Figura 2. Una muestra de la diversidad de genitales en machos de arañas patonas. Un aparato intromitente relativamente simple en *Baculigerus* sp (a) y otros relativamente complejos en *Huralvioides* sp (b), *Bourguyiinae* sp y *Soreana* sp (d). Fotos cortesía de A. B. Kury (a y b) y R. Pinto-da-Rocha (c y d).

El caso del escarabajo *Callosobruchus maculatus*: genitales diseñados para rasgar

Los machos de este escarabajo tienen un *edeago* (la forma técnica de denominar al pene en insectos) alargado, cuya punta culmina en un mechón lleno de espinas. Este mechón, una vez introducido en la vagina, evierte estas espinas, las cuales se adhieren a las paredes vaginales. Estas espinas se anclan, de tal manera que pueden rasgar el tejido interior vaginal. Una función probable de este anclaje es impedir que las hembras se liberen de estos machos. De hecho, poco después de que la cópula ha iniciado, la hembra patea con sus patas posteriores al macho. En un experimento donde se impidió que las hembras patearan al macho, se encontró no sólo que la cópula duraba más (una evidencia indirecta de que el anclaje sirve para que la hembra no se pueda liberar rápidamente del macho), sino que estas hembras tenían más daño en el tejido vaginal comparado con hembras que sí se les permitió patear al macho.

En términos de adecuación, ¿cuál es el costo para la hembra del daño vaginal, y qué obtienen los machos de dañar a las hembras? Los experimentos han puesto en evidencia que entre mayor es el número de apareamientos, menor es la supervivencia de las hembras. Un factor causal de esta su-



pervivencia reducida podría ser que el daño a la vagina posiblemente permita el paso de patógenos al interior del cuerpo de la hembra. Los beneficios para el macho son menos claros. El macho puede verse beneficiado si la hembra dañada, procede inmediatamente a la oviposición y no vuelve a copular con otros machos, una decisión tal vez tomada a partir de que sus perspectivas de vida se han reducido.

Los genitales y la albañilería: impidiendo el re-apareamiento a todas vías usando un tapón

De las funciones genitales más ampliamente distribuidas en machos de artrópodos es el fabricar un tapón que selle temporalmente la entrada de la vagina de la hembra hasta que ésta proceda a poner huevos. Este tapón, denominado romántica -- pero irónicamente -- *tapón nupcial*, se produce una vez que el macho ha terminado de copular y es sobretodo común en arácnidos. El macho secreta una serie de compuestos gelatinosos que, una vez expuestos al ambiente, se endurecen, de tal forma que su remoción resulta imposible. De hecho, en mi laboratorio hace años hicimos experimentos tratando de remover el tapón en escorpiones en hembras recién apareadas y lo único que logramos fue que se desgarrara el tejido vaginal (Figura 3). Muchas veces los tapones no tan sólo funcionan a manera de pegamento, sino como anclaje, ya que en la parte interior y en contacto directo con la hembra, el tapón tiene espinas que se clavan en el tejido femenino si es jalado hacia fuera.

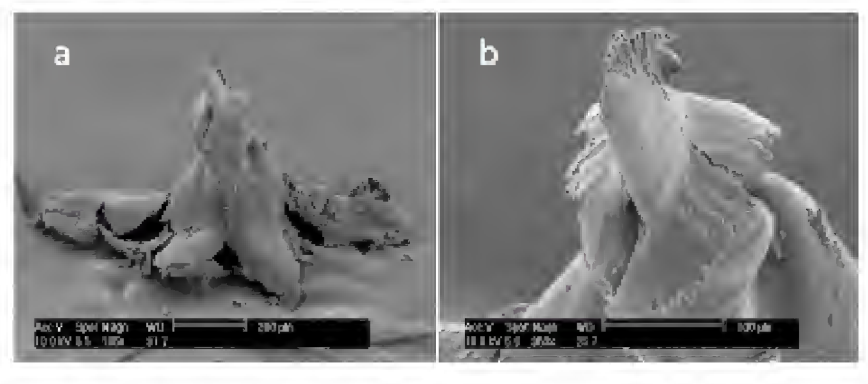


Figura 3. Tapón nupcial en el escorpión *Vaejovis punctatus*. Fotos cortesía de J. Contreras Garduño.

Estos tapones nupciales se van degradando poco a poco conforme los huevos maduran, un proceso que puede durar meses. El beneficio para los machos es que el tapón impide el re-apareamiento de la hembra. Si las hembras obtienen algún beneficio de los re-apareamientos, éste no se logra debido a estos tapones. Quizás es por esto que en una multitud de especies, las hembras han "respondido" evolutivamente, ya sea secretando compuestos a nivel de la vagina que hacen que el tapón no sea tan duro, o directamente comiéndose al macho que está elaborando el tapón, como pasa en algunas arañas. En este último ejemplo, las hembras pueden devorar a su pareja si ésta demora mucho haciendo el tapón, una estrategia a favor de la hembra para impedir que el macho le haga un buen tapón (Figura 4).


Figura 4. Una araña hembra del género *Leucauge* con un detalle del tapón nupcial. Fotos cortesía de A. Aisenberg.

El tamaño sí importa

Una cosa es copular con una hembra... ¡y otra es que la hembra con la que recién se tuvo sexo no copule con otros! Asegurar ambas cosas da un éxito casi seguro para un macho, ya que impide lo que se le denomina *competencia espermática*. Esta competencia surge cuando los espermatozoides de más de un macho coinciden en tiempo y

espacio dentro de la hembra, lo que ocasiona que compitan por la fertilización de los óvulos.

La competencia espermática está ampliamente distribuida en el reino animal, por lo que es claro que cualquier estrategia masculina que la prevenga será favorecida evolutivamente. Una manera de prevenir esta competencia es, previo a la cópula, remover los espermatozoides almacenados por la hembra de cópulas previas. Esta estrategia ha surgido en una multitud de animales. La remoción supone que los machos alcancen ese esperma rival, por lo que hacer inaccesibles los espermas rivales es una buena medida para el macho en turno.

Por ejemplo, en las tijeretas los machos han evolucionado un par de estructuras intromitentes extremadamente largas que sirven para colocar el esperma de los rivales lo más lejos posible (Figura 5). ¿Por qué dos estructuras? Al parecer la explicación radica en que estas estructuras largas, quizás para mayor efectividad, son muy delgadas, lo cual si bien facilita su inserción las hace quebradizas. Y de hecho este es el caso, porque a menudo una de estas estructuras se quiebra y los machos tienen que usar su contraparte genital, la cual tienen que cuidar muy bien para poder copular en el futuro.



Figura 5. Una tijereta macho de la especie *Eurobella brunneri*. Abajo se muestra una de la estructuras intromitentes la cual penetra en su totalidad la vagina durante la cópula. Foto cortesía de E. van Lieshout.

La cópula como una experiencia traumática

Las chinches de cama, algunos moluscos y moscas del género *Drosophila* han hecho de la cópula algo más bizarro. En estas especies los machos han evitado el método tradicional de introducir el edeago por la vagina… proceso que, sobra decir, para las hembras no parece ser nada placentero. Los machos han evolucionado una especie de jeringa que sirve para agujerear el cuerpo de la hembra e introducir los espermatozoides. Este método, por claras razones antropocéntricas, se le ha llamado inseminación traumática.

Al parecer la competencia espermática ha llevado al macho a evitar transferir sus espermatozoides a un sitio donde naturalmente competirían con otros machos y han buscado vías alternativas para llegar a los huevos. Los machos podrían insertar sus espermatozoides en cualquier parte del cuerpo de las hembras, pero éstas se acomodan de tal forma que reciben la herida en lugares donde ellas están mejor preparados para lidiar con los costos de la cópula.

En las chinches de cama, por ejemplo, las hembras han evolucionado un receptáculo muy endurecido (esclerotizado) en la parte dorsal del abdomen (si el lector quiere ver el video de la experiencia traumática en estos animales: http://www.youtube.com/watch?v=MCD2VoEjbr0). Este receptáculo no tan sólo amortigua el corte, sino que está mejor preparado inmunológicamente para controlar el paso de patógenos que supone la introducción de una estructura ajena al cuerpo y que porta una multitud de enfermedades.

Los productos de los genitales como antiafrodisíacos

Durante la cópula, los espermatozoides van inmersos en un verdadero cocktail de sus-

tancias químicas cuya función apenas se ha comenzado a entender. Una de las funciones más claras, a juzgar por estudios en moscas, mariposas y polillas, es que "apaga" la receptividad sexual en hembras. Estas sustancias químicas reducen la actividad sexual mediante efectos directos en la producción de una hormona responsable de la función sexual, llamada hormona juvenil. Este "apagado" tiene otro efecto de "rebote", porque induce a las hembras a desviar recursos a la producción y puesta de huevos, lo cual favorece al último macho que copula con ellas.

Pero no siempre los genitales son violentos: los genitales como estimuladores

No siempre los genitales masculinos se comportan de forma agresiva para lograr mayor éxito. Los genitales también pueden ser usados como un instrumento de convencimiento sutil para que una hembra sesgue la paternidad a favor de los machos que tengan características más persuasivas que sus competidores. En libélulas ocurre un caso así. Los machos usan sus genitales para estimular mecanorreceptores presentes en la vagina que las inducen a expulsar el esperma que ya han obtenido de cópulas previas. El edeago se introduce hasta las terminales nerviosas (los mecanorreceptores) que controlan que salga el esperma de la espermateca (Figura 6). Estos mecanorreceptores se usan para controlar la fertilización durante la salida de los huevos. Sin embargo, los machos han "explotado" este sesgo sensorial a su propio favor, al inducir un súper estímulo que incite a una salida mayúscula de masas de espermas rivales. Los machos con edeagos más anchos son más exitosos ya que alcanzan un mayor número de mecanorreceptores.

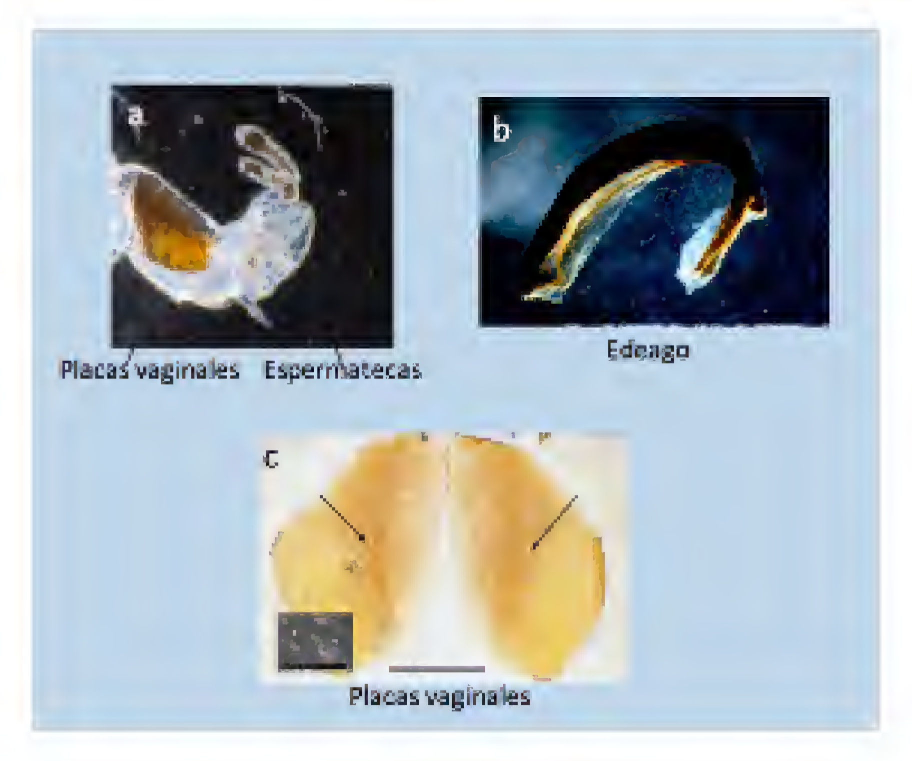


Figura 6. Genitales de la libélula *Calopteryx haemorrhoidalis*: a) Vagina que muestra las placas vaginales que el edeago estimula; b) edeago donde se muestra la parte que hace la estimulación; c) disección de las placas vaginales donde se muestra en detalle (recuadro) los sensilios. Fotos: A. Córdoba.

La selección sexual como el motor detrás de los genitales

Después de los ejemplos antes descritos, el lector podrá ver que la competencia por dejar más descendencia, lo cual llamamos selección sexual, es la presión selectiva detrás de la forma y función genital. Existen otras dos hipótesis que intentan explicar la diversidad genital. Una primera es la de llave-cerradura. Esta indica que, dado que existe una alta probabilidad de apareamiento con especies equivocadas, los genitales han evolucionado como una especie de barrera de aislamiento que impide esas cópulas inútiles. Los genitales en este caso habrían evolucionado a manera de un cerrojo (genitales femeninos) que sólo un tipo de combinación (genitales masculinos) puede abrir. Una segunda hipótesis es la de la pleiotropía la cual asume que buena parte de la diversidad genital no es adaptativa. Esta dice que un grupo de genes controla tanto características totalmente funcionales como a la morfología genital, de tal forma que la evolución de las primeras afecta indirectamente a la segunda. La más actual de todas las hipótesis que se revisaron sugiere fuertemente que la hipótesis de

selección sexual es la que mejor explica la diversidad genital. Las investigaciones en los próximos años nos darán aún qué decir de más funciones y conductas curiosas detrás de los genitales.

Para saber más

Contreras-Garduño, J., Córdoba-Aguilar, A., Peretti, A. y Drummond, H. Selección sexual. 2009. En: *Evolución Biológica*. *Una visión actualizada desde la revista Ciencias*. Morrone, J. J., y Magaña, P. (editores). Pp. 193-236. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Leonard J, Córdoba-Aguilar A (editores) 2010 *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. Oxford University Press.

Dr. Alex Córdoba Aguilar es Investigador Titular del Laboratorio de Ecología de la Conducta de Artrópodos del Departamento de Ecología Evolutiva. Sus intereses son la ecología y la fisiología evolutiva de artrópodos.

Sexo peligroso

Pablo Corcuera

El sexo en las arañas es peligroso y puede ser letal. En la mayoría de los arácnidos (Arachnida), incluyendo a los alacranes, pseudoescorpiones y vinagrillos, los machos transfieren el semen a las hembras de manera indirecta, en paquetes de esperma conocidos como *espermatóforos*. En varias especies de estos grupos el macho ni siquiera necesita estar presente para que la hembra se impregne. Otros grupos del mismo orden han desarrollado distintos tipos de cortejo para asegurar que el *espermatóforo* impregne a las hembras, como es el caso del *promenade à deux*, la danza nupcial típica de los alacranes. En las arañas el contacto es directo. Los machos depositan el esperma en los órganos genitales femeninos mediante un par de patas, los palpos, que han sido modificados para esta operación. Las hembras siempre son más grandes que los machos; esto y el acoplamiento forzoso implican un riesgo que a veces tiene consecuencias fatales. La posibilidad del canibalismo ha dado lugar a una poderosa selección de caracteres morfológicos y complejas pautas conductuales para evitar el riesgo.

Anatomía barroca

Las arañas pertenecen a uno de los 11 órdenes de la clase Arachnida. Antes de describtir el cortejo y apareamiento de este orden en particular (Araneae), describiré brevemente la anatomía barroca, a veces asombrosa, de sus órganos reproductores. El aparato genital externo de las hembras o *epiginio* (Figuras 1 y 2), consiste en una serie de placas esclerotizadas

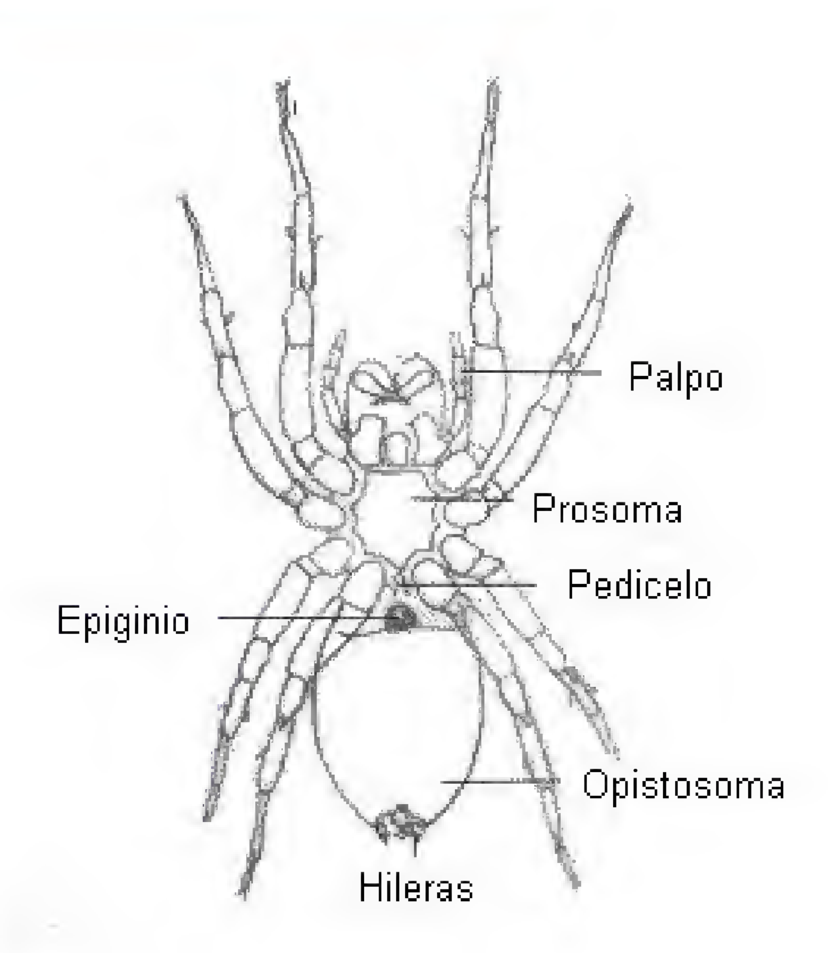


Figura 1. Anatomía de una araña hembra. El cuerpo de las arañas se divide en dos partes: el prosoma que es donde se encuentra la cabeza, los palpos y las patas, y el opistosoma, al final del cual se encuentran las hileras que son los apéndices que producen la seda. El epiginio (aparato genital externo de las hembras) se encuentra en el opistosoma, cerca del pedicelo que une esta región con el prosoma. Fuente: http://www.bumblebee.org/invertebrates/images/spider.gif

(duras) que tienen complicados dobleces internos. Los machos tienen también una apertura genital pero utilizan los palpos (pequeñas extremidades) para transferir el semen (Figuras 3 y 4). Estos apéndices tienen un par de bulbos que pueden ser relativamente sencillos o extraordinaria-



Figura 2. Epiginio de una hembra de *Ausha cambridgei*, una especie de la familia Anyphaenidae. Fotografía: A. Cruz Villacorta.

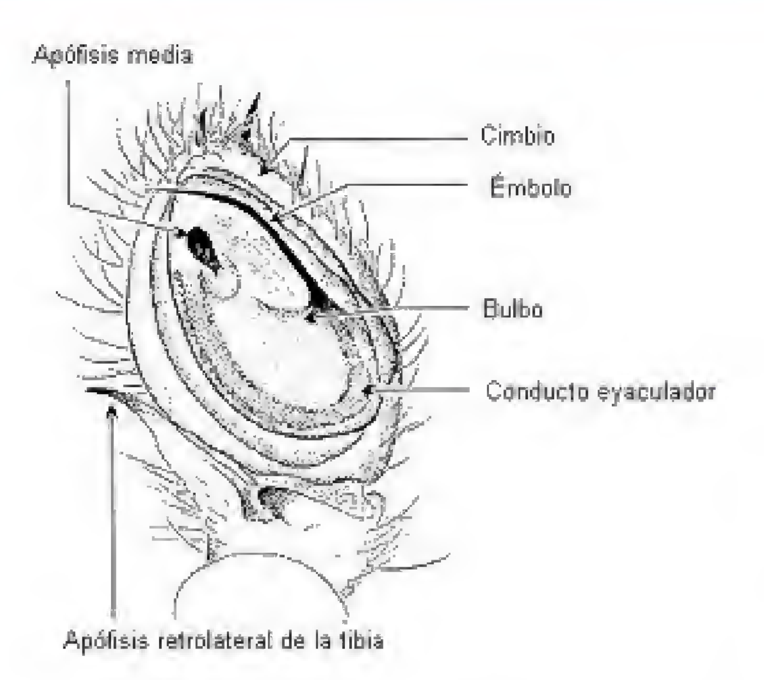


Figura 3. Esquema general del palpo de una araña masculina. Imagen tomada de: http://www.biodiversityexplorer.org/arachnids/spiders/images/anat3a2.gif

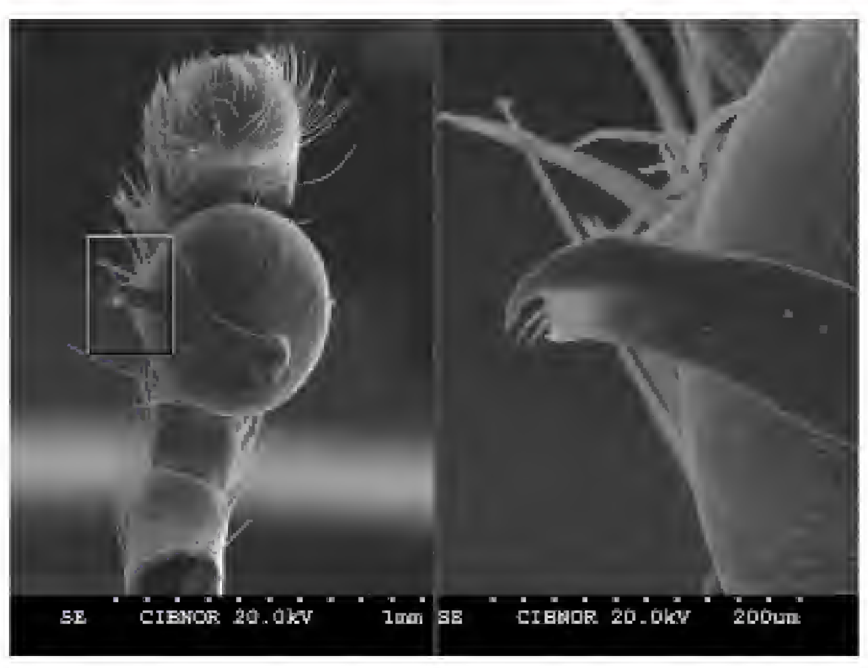


Figura 4. Palpo de un macho de *Nopsides* sp. , una araña de la familia Caponiidae. Foto: M. L. Jiménez.

mente complejos. Además de un conducto eyaculador que comunica un reservorio de semen con un émbolo, los palpos también tienen placas endurecidas, secciones elásticas y protuberancias. Antes de la cópula, los machos fabrican una pequeña red en donde se deposita una gota de esperma que después succionan con el émbolo. Durante la cópula, las partes elásticas se llenan de hemolinfa (la sangre de los artrópodos) expandiendo y empujando hacia afuera las placas que se acoplan al *epiginio*. En algunas especies el émbolo extendido puede llegar a tener varias veces la longitud del cuerpo. Los palpos de ambos sexos tienen quimiorreceptores para distinguir y determinar la palatabilidad (el sabor) de sus presas. En los machos, éstos son mucho más numerosos y detectan feromonas femeninas.

El encuentro

Encontrar una pareja para reproducirse no es trivial para especies solitarias como es el caso de la mayoría de las arañas. Aunque el encuentro puede ser azaroso, una estrategia común de las hembras consiste en colocar líneas de seda para encaminar a los machos hacia ellas y después depositar feromonas en estos hilos. Las arañas que tejen redes para capturar a sus presas tienden a ser sésiles (permanecen en un solo lugar) durante su época reproductiva y producen también feromonas volátiles. La transmisión aérea de estas moléculas no tendría sentido en arañas errantes debido a que su constante desplazamiento no permitiría que las detectaran sus parejas potenciales. La intensa presión selectiva ha dado como resultado una percepción impresionante de la información incluida en estos compuestos. Además de la localidad, los machos pueden conocer la edad y condición reproductiva de las hembras y, a veces, hasta la forma que tienen.

La síntesis de feromonas tiene un costo fisiológico y es por eso que las hembras las producen cuando son altas las expectativas de un apareamiento exitoso. Algunas especies incluso pueden regular su concentración. En observaciones de arañas tejedoras de telarañas en forma de sábana o plato y taza (linífidas) en laboratorio, la concentración es más baja en presencia de machos. Esto hace sentido en el campo, donde el compuesto es más condensado en sitios en donde las telas son difíciles de encontrar y más diluido cuando hay varios pretendientes que podrían destruir la telaraña si llegaran todo juntos.



Cortejo

Las arañas macho han desarrollado complicados rituales de cortejo con el fin de reducir la agresividad de las hembras, asegurar que estén suficientemente estimuladas y desplegar su propio mérito reproductivo.

Igual que los humanos, la mayoría de las especies utilizan perfumes, como los mencionados arriba, coloraciones atractivas y caricias. En el género de las arañas doradas (*Nephila*) y algunas de las cangrejo (las del género *Xysticus*), las parejas se enredan en un *bondage* ligero en donde los machos amarran a las hembras con hilos de seda.

La mayoría de los machos, hechizados por las feromonas, dejan de comer y, una vez estimulados, se dedican a la búsqueda y al cortejo. Las hembras tienen un apetito voraz todo el tiempo y a veces les importa poco que su presa potencial sea de su misma especie.

Aunque el canibalismo es raro entre las arañas, el peligro es indiscutible. Para evitar el riesgo, en algunas familias, los machos tienen espolones en las patas con el fin de sujetar las mandíbulas de las hembras.

Por lo general, el macho comienza el cortejo que puede ser desde muy básico hasta muy complejo. La agresividad de las hembras se reduce por medio de palmadas suaves y caricias dirigidas a las patas y de masajes a los quelíceros. Ciertas especies ofrecen regalos nupciales. De manera muy general, el cortejo se puede dividir en tres niveles según su probable evolución.

El primer nivel implica el contacto directo entre los sexos. Algunas arañas "primitivas" (como las tarántulas) requieren de muy poca estimulación antes del apareamiento. Es suficiente un breve reconocimiento con las patas delanteras y palpos. En la mayoría de las arañas cangrejo (familia Thomisidae) y de las arañas de bolsa (Clubionidae) el cortejo es igualmente rudimentario. El macho se acerca sigilosamente a la hembra y, sin preámbulos, inserta uno de sus palpos en el *epiginio*. Las Thomisidae del género *Xysticus*, mencionadas en un párrafo anterior, son un poco más elegantes en su cortejo: el macho amarra a su pareja con algunos hilos de seda antes del apareamiento. La hembra no tiene dificultad en liberarse ya que la atadura es laxa.

El segundo nivel implica la presencia de feromonas femeninas para detonar el cortejo en los machos. El comportamiento consiste de un tamborileo o distintos tipos de señales vibratorias (conocidas como señales sísmicas) características de cada especie y producidas por las patas, palpos y abdomen. La secuencia "musical" o fraseo es frecuentemente correspondida por las hembras. El diálogo rítmico entre sexos es común en varias familias de arañas.

Los machos de las arañas de la familia Araneidae tejen redes circulares, son las típicas de las fábulas y cuentos. Estos tienen que ser particularmente sigilosos al llegar a la telaraña de la hembra. Al inicio solamente ocupan la periferia y ahí comienzan un tímido pulseo de los hilos para hacerse notar. Una vez conseguida la atención, producen un velo de seda y aumentan el ritmo para seducir a su pareja y llevarla a la tela nupcial.

En la viuda negra y especies afines, las hembras también responden a feromonas masculinas y asumen una postura de apareamiento ante la presencia de hilos de seda producidos por un macho,

aún cuando éste se encuentre ausente. Por otro lado, las hembras reaccionan agresivamente ante la seda de hembras de su misma especie o conespecíficas.

El cortejo es algo más complejo en muchas especies de arañas lobo (Lycosidae) y Pisauridae (la familia de las arañas que corren sobre el agua) e implica movimientos de los palpos que primero son rotatorios y después cambian a un tamborileo que puede ser escuchado por el ser humano. El comportamiento incluye, además, un tipo de estridulación, esto es el animal produce un sonido mediante el roce de los tarsos palpales con pequeños surcos que tienen los quelíceros o mandíbulas. Los movimientos son cada vez más rápidos y se intensifican dependiendo de la respuesta de la hembra. Los machos de *Dolomedes*, un género de Pisauridae, a veces dejan en la superficie de cuerpos de agua líneas de seguridad impregnadas con feromonas que desencadenan la actitud sexual de las hembras. Lamentablemente, a menudo acaban siendo un bocadillo poscopulatorio de las hembras.

Finalmente, dentro de esta categoría, ciertas especies del género *Pisaura* capturan presas, las envuelven en seda y las llevan como regalos nupciales a las hembras. Si la hembra está receptiva acepta el presente y, mientras lo devora, el macho se aparea.

El tercer nivel implica el reconocimiento visual entre los sexos. Las arañas saltadoras (Salticidae) y la familia de las arañas lince (Oxyopidae) son las que tienen mejor sentido de la vista. Las saltadoras con frecuencia tienen patrones vistosos de colores llamativos (Figura 5), y las arañas lince se pueden reconocer a distancias de varios centímetros porque los machos suelen tener palpos de colo-



Figura 5. Cortejo de un macho de la familia Salticidae. Imagen tomada de: http://www.thecosmosphere.com/australian-peacock-spider-dances-for-courtship/

res oscuros que contrastan con el resto del cuerpo. Al contrario de lo que ocurre con los grupos que pueden iniciar el cortejo con la simple percepción de feromonas, en esta categoría las danzas sexuales siempre son en presencia de las hembras. Los movimientos pueden variar desde un simple levantamiento de las patas hasta maniobras ordenadas (o en secuencia) que involucran varias extremidades, y cada especie tiene su propia secuencia en el cortejo. Si se cubren los ojos centrales de los machos (que son mucho más grandes que los demás), éste muestra señales de excitación pero ya no ejecuta la danza, lo que sugiere que las feromonas siguen siendo un estímulo sexual, pero las pautas visuales, sin embargo, son muy importantes, incluso para que la secuencia termine en el apareamiento: si se cubren los ojos de una hembra, ésta abandona el idilio.

Selección de pareja

En las arañas no se ha estudiado de manera concluyente la probabilidad de que las hembras obtengan un beneficio genético suficientemente ventajoso como para desarrollar una preferencia por algún macho. Sin embargo, se ha demostrado que las hembras de la araña lobo *Hygrolycosa rubrofasciata* favorecen a los machos que transmiten señales sísmicas

más rápidas. Cabe destacar que la velocidad del tamborileo o vibración está positivamente correlacionada con la salud (medida como su inmunocompetencia) y longevidad de los machos. Los golpeteos, tamborileos o vibraciones son actividades costosas para los machos y por lo tanto se consideran señales honestas de viabilidad hereditaria: las hembras interpretan estas actividades como indicadoras de la calidad del pretendiente, ya que los individuos menos aptos no tienen la capacidad de ejecutarlas.

Existen otras variaciones en la historia de vida de las hembras que pueden afectar la selección de pareja. Hay evidencias, por ejemplo, de que ellas mismas pueden evaluar su propia condición física y de que su grado de preferencia varía de acuerdo a su "atractivo". En estudios de laboratorio se ha encontrado que las hembras de ciertas arañas lobo bien alimentadas tienden a aparearse con machos de igual condición. En cambio, las hembras mal alimentadas no muestran preferencias.

En los machos se esperaría una preferencia más marcada en especies que tienen pocas posibilidades de reproducirse. Aunque las evidencias son escasas, se ha encontrado que en tejedores de redes circulares *biganias* (sólo se reproducen dos veces en su vida), los machos prefieren hembras con *opistosomas* delgados. Esto supuestamente indica que mudaron recientemente y que son vírgenes. Otra causa de preferencia en machos es cuando hay riesgo de canibalismo pre-copulatorio. Las hembras pequeñas y recién alimentadas reciben más pretendientes que las grandes y hambrientas.

Cópula

Existen varios tipos básicos de apareamiento en las arañas (Figuras 6 y 7). El macho de las llamadas arañas primitivas (que incluyen a las tarántulas y las de "escotilla") simplemente se acerca a una hembra receptiva e inserta uno o los dos pedipalpos en el epiginio. Después se separa cautelosamente. El comportamiento es parecido en las arañas tejedoras de redes pero, en este caso, es acrobático: la pareja cuelga de la red durante el coito. Los machos de grupos más modernos (arañas cangrejo, lobo y saltadoras) trepan al prosoma de la hembra y se voltean hacia cualquier lado del opistosoma. La hembra tuerce el abdomen para que el palpo pueda ser insertado en el epiginio. Este procedimiento se alterna de uno a otro lado. El coito es más atrevido en arañas de saco amarillo (*Cheiracanthium* spp) de la familia Miturgidae: la posición es ventral, con el prosoma dirigido hacia el abdomen.

En una especie de arañas de patas largas (no confundir con los opiliones que tienen el mismo nombre en México), la hembra responde a apretones rítmicos de los machos con estridulaciones que pueden ser audibles si se coloca un micrófono cerca. Cuando el macho aprie-



Figura 6. Apareamiento de dos tejedoras. Imagen tomada de: http://faculty.vassar.edu/suter/1websites/sutersite/images/Frontinella2.jpg


Figura 7. Apareamiento de una pareja de la familia Linyphiidae. Imagen tomada de: http://i29.photobucket.com/albums/c279/rubenphobia/aranas%20y%20otros/mayo-copula-137.jpg

ta muy estrechamente, la estridulación se vuelve más rápida. Como respuesta el macho modera la fuerza del "abrazo". Sorprendentemente, los machos "obedientes" producen más progenie que los más agresivos.

Un caso curioso del sexo en las arañas es cuando la hembra cae en un estado de catalepsia. El desmayo parece ser detonado por compuestos químicos producidos por los machos, quienes aprovechan la oportunidad para aparearse. Esto puede suceder varias veces consecutivas y los individuos más vigorosos son más hábiles para inducir el "vahído".

Aunque es cierto que el sexo entre las arañas puede ser peligroso, por lo general la separación después del coito es pacífica. Sin embargo, existen excepciones. En ciertas especies de Argiope (algunas arañas típicas de jardín) y *Cyrtophora* (arañas de carpa o tienda de acampar) los machos son presa frecuente de las hembras. El caso extremo de perversidad obligada se da en *Araneus pallidus*. El macho inicia la cópula saltando sobre la parte ventral de la hembra e insertando un palpo en el epiginio. Durante este proceso, da una maroma de tal forma que su abdomen queda justamente bajo los quelíceros de su pareja. Después de un lapso de tiempo, la hembra comienza a devorarlo. Lo más sorpendente es que si el macho no realiza la maniobra, constantemente resbala del abdomen sin poder insertar correctamente el palpo.

Aunque las estrategias de cortejo y apareamiento de las arañas pueden ser asombrosas, el sexo no siempre es indispensable para su reproducción. En regiones tropicales de América y Asia se ha encontrado que todos los especímenes colectados de la minúscula *Theotima minutissima* (Familia Ochyroceratidae) son hembras. Cuando estas son criadas en laboratorio se reproducen por partenogénesis.

Coda

Se han desarrollado varias teorías sobre la evolución del sexo desde que Darwin escribió acerca de la selección sexual (Ver texto de Baena en la página 9). Estos temas han sido poco estudiados en las arañas a pesar de su gran repertorio y de las oportunidades de probar hipótesis y aportar nuevas ideas a las bases fisiológicas, etológicas y evolutivas del cortejo y apareamiento. Debido a su gran diversidad y a la relativa facilidad con que pueden ser observadas en el campo y el laboratorio, es un grupo que presenta oportunidades de gran interés para proyectos futuros.

Pablo Corcuera es profesor titular de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Sus trabajos de investigación se han enfocado a la ecología de comunidades y selección de hábitat de arañas y de aves. Imparte cursos de ecología de comunidades y bioconservación.



Prueba superada: un marco conceptual para la conservación y bioseguridad en los centros de origen y domesticación mexicanos

Ana Wegier, Valeria Alavez, Lev Jardón y Sandra Petrone



Maíces de atractivos colores.
Foto: A. Wegier.

Entre la Megadiversidad de Mesoamérica surgió una de las cunas de la agricultura

En México existe una gran diversidad de plantas: alrededor de 22 mil especies que representan casi el 10% de las plantas conocidas. Esta enorme diversidad, en combinación con el desarrollo de múltiples culturas, ha dado como resultado la existencia de uno de los sitios en el mundo donde fueron domesticadas la mayoría de las especies vegetales importantes para la humanidad, lo que contribuye a colocar a Mesoamérica como una de las cunas de la agricultura mundial.

Hoy en día sabemos, gracias a los estudios ecológicos, que el uso y aprovechamiento de especies de plantas o animales son procesos que modifican el ambiente, y que el ser humano -de forma consciente o inconsciente- ha venido realizando durante mucho tiempo una intensa selección artificial de especies. En el caso de México es muy claro que la diversidad de las plantas domesticadas que se encuentran en nuestro país tiene una estrecha relación con la gran cantidad de usos que se les han dado, y esta diversidad también está relacionada con una enorme variedad de adaptaciones a ambientes locales.

Los científicos interesados en este fenómeno, se han dedicado al estudio de los cultivos o de grupos específicos de plantas para entender cuáles son sus centros de origen, domesticación y de diversidad genética, pero los resultados de estos estudios han generado datos que son muy distintos unos de otros, por lo que ha sido difícil su análisis. Este problema tiene consecuencias tanto a nivel metodológico como legal y por esta



Participantes del Taller "*Marco Conceptual para los Centros de Origen Mesoamericanos*". De izquierda a Derecha: Francisca Acevedo, Salvador Montes, Joseph Cahill, Luis Eguiarte, Fabiola Parra, Cecilio Mota, Rafael Lira, Xitlali Aguirre, Pesach Lubinsky, Heike Vibrans, Oswaldo Oliveros, Fernando Castillo, Robert Bye, Porfirio Ramírez, Paul Gepts, Antonio Serratos, Angel Kato, Sandra Petrone, Ana Wegier, Luz María Mera, Adriana Uscanga, Alma Piñeyro, Daniel Zizumbo, Araceli Aguilar, Cristina Mapes, Francisco Basurto, Patricia Colunga, Jorge Alberto Acosta Gallegos, Ofelia Vargas, Patricia Koleff, Valeria Alavez, Claudia Sánchez, Elleli Huerta, Cesar Omar Albino, Caroline Burgeff, Rosa Maricel Portilla, Amparo Gaona, Nancy Corona, Lev Jardón, Xóchitl Damian, Oriana Castillo, Michael Clegg, Violeta Méndez, Rafael Ortega Paczka y Hugo Perales. Foto: N. Palleiro Dutrenit.

razón se llevó a cabo un taller titulado "Marco Conceptual de los Centros de Origen Mesoamericanos". Dicho taller tuvo lugar los días 19 y 20 de septiembre de 2011, en la Unidad de Seminarios Dr. Ignacio Chávez del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, en el que se logró reunir a más de 40 científicos expertos en el tema, provenientes de instituciones nacionales y estadounidenses. Para entender mejor lo que sucedió en este taller, revisaremos primero cuáles son los orígenes del problema, explicaremos qué implica el no tener un acuerdo al interpretar los resultados obtenidos de los estudios de los centros de origen y domesticación y también cómo se estudian estos centros de origen, y finalmente comentaremos cuáles son las consecuencias para su protección en México respecto al uso de la biotecnología moderna.

Los orígenes del problema

En el último siglo, en la mayoría de los cultivos la diversidad se ha ido perdiendo gradualmente porque con frecuencia se siembran sólo unas cuantas variedades de plantas, se han destruido las áreas en donde crecían especies relacionadas y se han dejado de utilizar una serie de prácticas tradicionales de manejo y/o cultivo que eran importantes y tenían efectos positivos para mantener la diversidad de especies. En las últimas décadas, por ejemplo, es cada vez más común el cultivo de especies o híbridos comerciales. Por otro lado, la liberación de Organismos Genéticamente Modificados (OGM) genera la posibilidad de que éstos puedan intercambiar información genética con las especies nativas. Estos dos sucesos en las últimas décadas, han incrementado el riesgo de disminución de la diversidad en México, por lo que se hace necesaria una estrategia que lo prevenga.

Sin embargo, existen varias interpretaciones, aún en la literatura que discute el proceso de domesticación de plantas, sobre los distintos significados del proceso de domesticación, y también sobre lo que son los centros de origen y domesticación, y cómo se identifican. Por ejemplo, la evolución de las plantas cultivadas tiene dos etapas diferentes: 1) la previa a la domesticación, que es resultado de un proceso de especiación sin intervención humana, y 2) el origen como cultivo, que ha sido moldeado por la influencia humana y la selección artificial. Sería adecuado entonces utilizar dos términos diferentes para describir y diferenciar los lugares en donde estas dos etapas suceden, sin embargo, frecuentemente se utiliza indistintamente el término "centro de origen" para ambos lugares.

El tema de la domesticación es todavía más complejo para Mesoamérica, porque las plantas cultivadas en esta zona se encuentran en distintas etapas de domesticación, ¡y éstas ocurren al mismo tiempo! Así, los investigadores han encontrado tanto ejemplares cultivados como silvestres de plantas que pertenecen a la misma especie, por ejemplo el tomate verde (*Physalis philadelphica* Lam.), o el algodón (*Gossypium hirsutum* L.), entre muchos otros. Inclusive se sabe que hay procesos de domesticación que continúan actualmente. Es tan complejo estudiarlo, que resulta necesaria la investigación desde diversas disciplinas, por ejemplo botánica, geología, arqueología, lingüística, genética y citogenética, para explorar preguntas fundamentales sobre dónde, cuándo y cómo se domesticó un cultivo. Este enfoque multidisciplinario fue propuesto desde 1971 por Jack R. Harlan, quien retomó las ideas planteadas desde 1883 por Alphonse De Candolle.

Cómo se estudian los centros de origen (problemática metodológica)

Para documentar el proceso de domesticación se requiere identificar lo que técnicamente se denominan marcadores, que son huellas o marcas de la domesticación. Al estudiar la especie estos pueden ser, por ejemplo, cambios morfológicos (de forma) en la planta, o cambios en la estructura genética. También es posible identificar estos marcadores al estudiar los asentamientos humanos que estuvieron involucrados en el proceso de domesticación, por ejemplo en las herramientas o en los patrones del asentamiento. Detectar marcadores y entender su relación con la domesticación, requiere de habilidades de análisis y también se necesita estudiarlos desde distintas disciplinas, pero no siempre es posible hacerlo porque las evidencias que se obtienen son muy diferentes entre cada estudio, y además no hay un acuerdo sobre cuál es el mínimo de información que se requiere para poder llegar a conclusiones claras.



Pequeña muestra de la diversidad de frijoles presentes en la exposición: La Milpa, Baluarte de nuestra diversidad Biológica y Cultural, en Ciudad Universitaria, 2010. Foto: A. Wegier.

Durante las últimas dos décadas, los avances en las técnicas moleculares y arqueobiológicas han detonado una gran cantidad de estudios que exploran los orígenes de plantas domesticadas. Las nuevas técnicas genéticas han permitido identificar a los antepasados silvestres de algunas especies domesticadas junto con el sitio de la domesticación inicial, y se han empezado a descifrar cuáles han sido los cambios genéticos que han ocurrido. Al mismo tiempo, el uso de microscopía electrónica y el desarrollo de técnicas para la identificación de fósiles, la recuperación de restos de plantas en excavaciones arqueológicas relacionadas con evidencias culturales, así como su datación precisa, han resultado en sofisticados enfoques que han permitido distinguir los procesos de domesticación y entender dónde y cuándo ocurrieron.

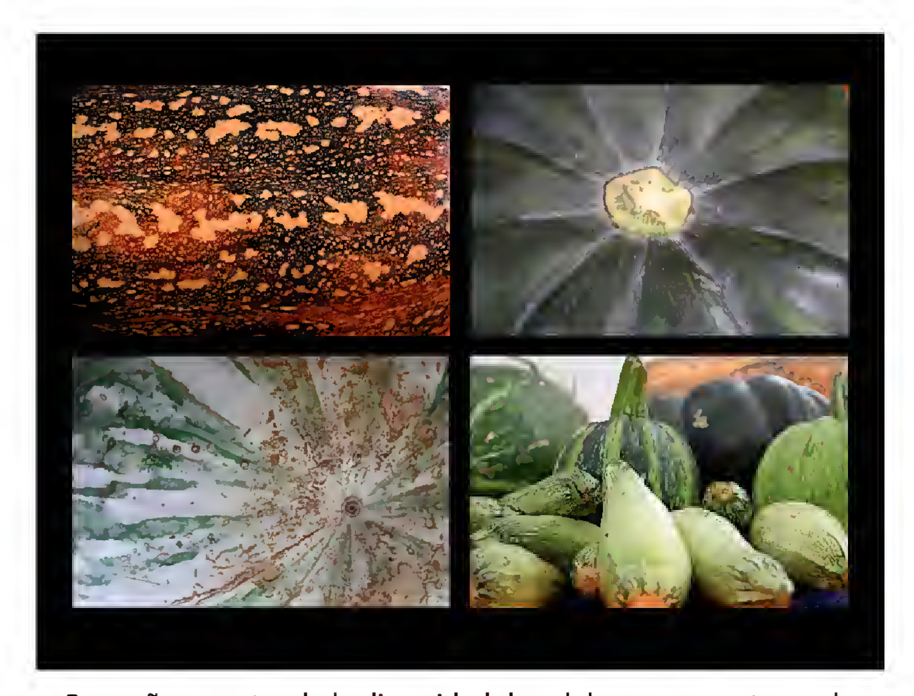
La domesticación de plantas es un evento evolutivo relativamente reciente, por lo cual puede esperarse que la mayoría de los ancestros silvestres continúen vivos e incluso sean similares a las plantas que existieron en tiempos previos a la aparición de la agricultura. De hecho, los antepasados silvestres de cultivos importantes en el mundo como calabaza, frijol o arroz, han sido identificados utilizando diversas herramientas de biología molecular, taxonomía, citogenética, sistemática, genética de poblaciones y del paisaje, entre otros.

Problemática legal

La mayoría de los cultivos que son base de la alimentación mundial fueron domesticados en Mesoamérica y es en dicha región donde se concentra todavía una gran diversidad genética de estas especies, incluyendo también la de sus parientes silvestres. Esto implica que su conservación es esencial para la humanidad, dado que las plantas domesticadas son sólo una submuestra de la diversidad y por lo tanto, tienen una probabilidad mucho menor de sobrevivir ante cualquier adversidad. Las estrategias para la conservación de la diversidad en los centros de origen, domesticación y de diversidad genética son una prioridad mundial que ha sido ya plasmada tanto en tratados internacionales como en leyes nacionales; sin embargo, la falta de un marco conceptual complica y hace difícil la toma de decisiones legales que muchas veces son críticas.

Desde 1992, se declaró la importancia de la conservación de los centros de origen en el Protocolo de Cartagena, derivado del Convenio de Diversidad Biológica (CDB), así como en el Tratado Internacional sobre los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura, de La Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). A nivel nacional, también se hace énfasis en la conservación de los centros de origen de la biodiversidad, desde la Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente Modificados (LBOGM) de 2005, hasta el Plan Nacional de Desarrollo vigente (PND 2007-2012). Según la LBOGM serán la SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) y la SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación) las que delimitarán cuáles son los centros de origen y los centros de diversidad genética de los diferentes cultivos, pero deben hacerlo utilizando toda la información disponible generada por científicos. Por otro lado la

CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) se preocupa por construir las condiciones necesarias para conservarlos. Sin embargo, es muy difícil llegar a esos acuerdos cuando los expertos no abordan el tema usando el mismo lenguaje, pero esta no es una complicación sin solución, simplemente es necesario sentarse a dialogar y así poder plantear definiciones actualizadas e integrales de los centros de origen, domesticación y diversidad genética, atendiendo las particularidades de los cultivos mesoamericanos y aprovechando los avances en distintas áreas del conocimiento. Sólo entonces se puede contribuir para que se entienda la importancia de la conservación de


Pequeña muestra de la diversidad de calabazas presentes en la exposición: La Milpa, Baluarte de nuestra diversidad Biológica y Cultural, en Ciudad Universitaria, 2010. Foto: A. Wegier.

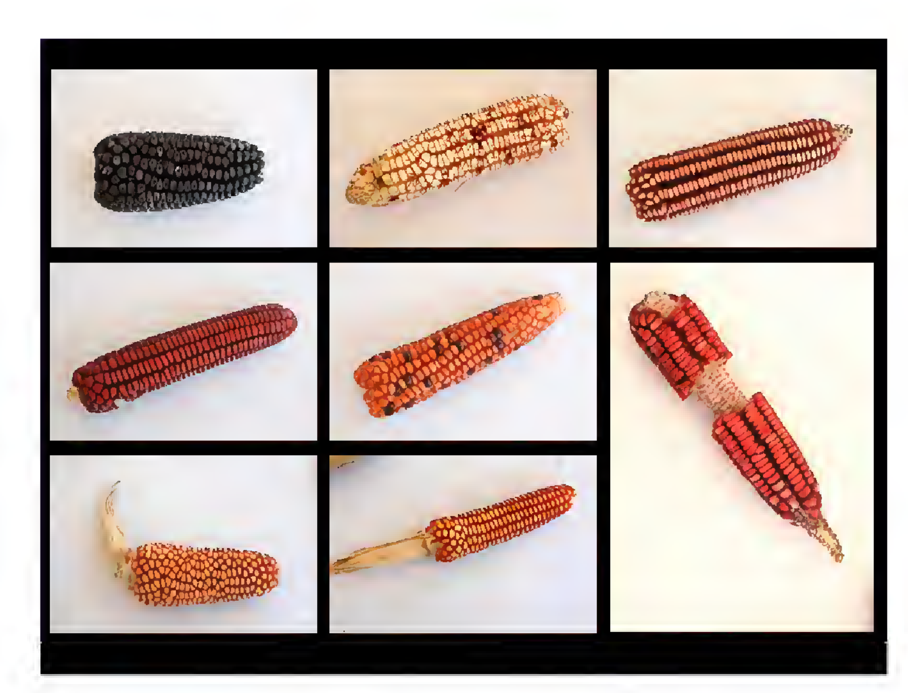
estas áreas y sus recursos, que son tan importantes para la humanidad y, por lo tanto, se puede señalar que tomar decisiones sobre ellas no es trivial.

Taller "*Marco Conceptual para los Centros de Origen Mesoamericanos*"

El taller se llevó a cabo para discutir y llegar a posibles consensos, así como delimitar los puntos de discrepancia en torno a preguntas como ¿qué es la domesticación?, ¿cuándo se habla de


La Milpa es un reflejo ecológico y cultural de cada lugar. Foto: A. Wegier.

una planta domesticada?, ¿en dónde ocurre o ha ocurrido la domesticación? y ¿cuáles han sido los procesos implicados en ella? Esto se logró gracias al financiamiento del proyecto "Generación y Recopilación de Información de las Especies de las que México es Centro de Origen y Diversidad Genética" de la Dirección General del Sector Primario y Recursos Naturales Renovables perteneciente a la Subsecretaría de Fomento y Normatividad Ambiental de SEMARNAT el cual es ejecutado por la CONABIO, y fue organizado con ayuda de la última, por investigadoras del Instituto de Biología de la UNAM y del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).


Pequeña muestra de la diversidad de maíces presentes en la exposición: La Milpa, Baluarte de nuestra diversidad Biológica y Cultural, en Ciudad Universitaria, 2010. Foto: A. Wegier.

Durante dos días se desarrolló la discusión y análisis de los conceptos en cuestión, haciendo énfasis en las estrategias y metodologías para abordarlos, en cuáles son las características particulares de los centros de origen mesoamericanos y en las dificultades que se han presentado en los estudios previos, para finalmente realizar un proceso consensuado de redacción de los mismos, así como la discusión y organización de las publicaciones que se realizarán para dar a conocer los resultados.

Finalmente, se espera que las conclusiones del taller contribuyan conceptualmente, pero también al trabajo interinstitucional e interdisciplinario que se requiere en materia de bioseguridad. Por otro lado, se espera que los productos del taller sean elementos útiles para los técnicos, reguladores y tomadores de decisiones y puedan contribuir en la conservación de la megadiversidad con la agilidad que el país necesita.

Ana Wegier es investigadora del INIFAP. Su trabajo se centra en encontrar estrategias para el manejo, aprovechamiento y conservación de los recursos fitogenéticos de Mesoamérica, a través del estudio de sus procesos evolutivos, usando genética de poblaciones aplicada. Es egresada de la Facultad de Ciencias. Realizó la maestría y actualmente finaliza el doctorado en el Instituto de Ecología de la UNAM.

Valeria Alavez es bióloga egresada de la Facultad de Ciencias de la UNAM y actualmente colabora en diversos proyectos relacionados con el origen y evolución de plantas cultivadas mesoamericanas y su proceso de domesticación, en particular sobre chía, tomate verde, aguacate, y algodón.

Sandra Petrone es estudiante de biología en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Actualmente realiza estudios aplicados de genética de poblaciones en algodón para su tesis de grado.

Lev Jardón Barbolla, es biólogo por la Facultad de Ciencias de la UNAM y jardinero. Es estudiante de doctorado en el Laboratorio de Ecología y Genética. Estudia la historia de la distribución de los pinos en la Cuenca del Caribe desde la perspectiva filogeográfica y le interesa el proceso de domesticación de las plantas cultivadas desde un punto de vista evolutivo.